UN FENOGRAMA DE LA SUBFAMILIA *AMPHIGNATHODONTINAE* (HYLIDAE) BASADO EN LA MORFOMETRIA

por

RAYMOND F. LAURENT*

SUMMARY

A phenogram of the subfamily Amphignathodontinae (Hylidae) based on morphometry.- A tentative phenogram of some species of Amphignathodontinae with morphometric data is presented. Four methods have been tried: UPGMA of WPGMA, with or without the size of the animals. Size and the WPGMA method seem to be the most satisfactory. However they cannot be taken as a faithful imagen of the reality, since the genera *Anotheca* and *Nyctimantis*, recognized as not belonging to the subfamily, are not separated first, as it should be. The genera *Cryptobatrachus* and *Stefania* appear closely related; *Fritziana* and *Flectonotus* are associated with the small southern Andean species of *Gastrotheca* which is at odds with Maxson's findings; they might plausibly be united. On the other hand, *Gastrotheca* appears composite. The southern montane species which include the type species of the genus *G. marsupiata*, are somewhat different from the northern andean forms which are definitely larger, but the eastern species of the *ovifera* group may deserve their own genus *Opisthodelphys* Günther. The most intriguing fact is the very close relationships between the *G. cornuta* group and *Amphignathodon* .

INTRODUCCION

La morfometría es el último refugio de la precisión en animales como los Anfibios que tienen tan pocos caracteres merísticos. Experimentos recientes (Laurent 1980, 1981) muestran que, interpretada por métodos de taxonomía numérica, puede ser una herramienta sumamente valiosa, aunque no infalible en la evaluación y comparación de las afinidades.

Se presenta aquí otro experimento, sobre los Amphignathodontinae, el grupo de las ranas marsupiales. El proyecto inicial era de usar 5 ♂♂ y 5 ♀♀ de todas las especies y subespecies del grupo pero como W.E. Duellman emprendió la revisión del mismo, pareció redundante duplicar su trabajo y se decidió simplemente utilizar los datos ya recogidos, puesto que se observaron varios resultados interesantes.

La mayoría de estos datos proviene de las colecciones de algunos Museos europeos. Además, se agregaron los del material presente en la Fundación Miguel Lillo, incluyendo especies argentinas y otras conseguidas por canje. También en ocasión de un viaje a Venezuela, se sumaron algunas especies de este país, disponibles en la Universidad de los Andes, Mérida, y varias instituciones de Caracas (ver al final del trabajo la lista del material examinado).

La subfamilia de las ranas marsupiales (Amphignathodontinae) contiene 8 géneros, según la clasificación propuesta por Duellman en sus "Hylids of Middle America" (1970).

Desde entonces se excluyeron de la subfamilia los géneros *Nyctimantis* (Duellman y Trueb 1976) y *Anotheca* (Maxson 1977) . Sin embargo los investigué, para ver dónde se ubican en un fenograma morfométrico. Era

* Profesor Titular, Fundación Miguel Lillo. Investigador Principal, C.O.N.I.C.E.T., Director del Programa de Herpetología del C.O.N.I.C.E.T.

una prueba interesante del método. De todos modos, como se apartan de los verdaderos Amphignathodontinae desde la primera dicotomía de la clave, deberían separarse de igual manera en el fenograma, lo que no fue el caso como veremos más adelante.

Se puede distinguirlos como sigue:

I - Huevos no depositados sobre la espalda de la hembra.
  A - Cráneo sin excrecencias espinosas. Una bolsa vocal. Ecuador al este de los Andes. 1 especie . . . . *Nyctimantis* Boulenger, 1882.
  B - Cráneo con excrecencias espinosas. Sin bolsa vocal. América Central. 1 especie . . . . *Anotheca* H. Smith, 1939.

II - Huevos depositados sobre la espalda de la hembra. Branquias embrionarias, en forma de campana.
  A - Huevos sin bolsa dorsal.
    1. - Piel dorsal diferenciada, formando pequeñas depresiones individuales para los huevos. Desarrollo directo.
      a - Dientes vomerianos entre las coanas, delante de los palatinos. 1er. dedo más largo que el 2°. Tamaño: 55-92 mm. Montañas de Guyana y del Sud de Venezuela, 6 especies . . . . *Stefania* Rivero, 1967.
      b - Dientes vomerianos entre los palatinos y detrás de las coanas. 1° dedo no más largo que el 2°. Tamaño: 33-47 mm. Andes de Colombia, 3 especies . . . . *Cryptobatrachus* Ruthven, 1916
    2. - Piel dorsal no diferenciada, formando una cubeta donde están los huevos. Renacuajos bromelícolas. Tamaño: 30-40 mm. Sureste de Brasil. 2 especies. . . . . *Fritziana* Mello-Leitao, 1937.
  B - Huevos puestos en una bolsa dorsal.
    1. - Bolsa dorsal transparente, abriéndose por una hendidura mediana. Tamaño muy pequeño: 20 - 32 mm. Sudeste de Brasil, Venezuela, Trinidad, 3 especies . . . . *Flectonotus* Miranda-Ribeiro, 1920.
    2. - Bolsa dorsal no transparente, abriéndose por un orificio posterior.
      a - Quijada inferior sin dientes, Tamaño 25 - 85 mm. Panamá y América del Sur hasta la Provincia de Catamarca. Más de 30 especies: . *Gastrotheca* Fitzinger, 1843.
      b - Quijada inferior con dientes. Tamaño: 70-80 mm. Ecuador, 1 especie . . . . *Amphignathodon* Boulenger, 1882.

La ubicación de los dos primeros géneros (*Anotheca* y *Nyctimantis*) era dudosa desde el principio, porque no tienen la biología muy especializada que caracteriza el resto del grupo: el desarrollo de los huevos sobre la espalda de la hembra, con branquias externas embrionarias en forma de campana. Hoy en día, ya se sabe que no pertenecen realmente a la subfamilia. Hay géneros con bolsa "marsupial" (*Amphignathodon, Gastrotheca, Flectonotus*) y géneros sin bolsa (*Cryptobatrachus, Stefania, Fritziana*). El desarrollo es en general directo, pero muchas especies de *Gastrotheca* y *Fritziana* tienen renacuajos. No se dice que todavía los tienen, porque hay una muy fuerte presunción de un real retorno de la evolución en este caso. En efecto, el parentesco es tan estrecho entre especies que tienen un desarrollo directo y las que lo tienen indirecto que no solamente no se puede considerar la existencia de renacuajos como un carácter invariablemente primitivo (plesiomorfo), sino que es probablemente siempre secundario en el grupo, puesto que se encuentra especialmente en *Gastrotheca* que podría difícilmente pasar por su género más primitivo.

Hay en la subfamilia otro caso aún más curioso: son los dientes que *Amphignathodon* tiene en la quijada inferior. Se conocen varios Anuros que tienen odontoides, es decir excrecencias del dental, pero ningún otro tiene verdaderos dientes, que desaparecieron desde el principio de su evolución. De ser un carácter plesiomorfo, se podría encontrar en una familia muy primitiva y más bien la más arcaica: los Leiopelmatidae. Pero aquí debe necesariamente ser un carácter apomorfo e ilustrar un caso de reversibilidad evolutiva.

METODO

Ya fue descrito el método empleado en este trabajo (Laurent, 1967, 1981). Consta esencialmente en tomar muchas medidas sobre un número limitado (idealmente 5 ♂♂ y 5 ♀♀) de cada muestra y calcular para cada medida lo que llamé su indice logarítmico, es decir la diferencia entre el logaritmo de su promedio y el del tamaño medio. Se puede entonces sumando las diferencias entre estos índices calcular la distancia morfométrica entre todos los taxa considerados, y después, establecer fenogramas según los métodos descritos por Sneath y Sokal (1973). Se empieza con muchas medidas pero hay que eliminar varias en el curso del trabajo, por dos razones principales: hay medidas intrínsecamente imprecisas, especialmente en Anfibios, en particular las pequeñas (menos de 0,1 mm); a menos de usar instrumentos muy perfeccionados, se consigue resultados tan variables y erráticos que se vuelven inútiles y hasta incoherentes. Vale decir que no se

deben usar medidas de variabilidad muy grande. Luego hay también medidas redundantes, como por ejemplo, las ochos medidas que pueden expresar, positiva o negativamente, el desarrollo de la membrana interdigital del pie. Obviamente, utilizarlas todas daría resultados engañosos, pero basarse en una sola podría no ser suficiente. Hay que descartar las que tienen un alto grado de correlación y conservar las que tienen una correlación baja.

Así, en los Amphignathodontinae, se usó al principio 50 medidas, incluso el tamaño. Se eliminaron dos por imprecisión irremediable: el diámetro del tubérculo metatarsal externo a menudo indistinto y la distancia entre los dos tubérculos metatarsales. Pero se tenía todavía seis medidas en relación con el desarrollo de la membrana interdigital del pie. Esta redundancia separaba especies muy estrechamente emparentadas que difieren en el desarrollo de las membranas. Entonces se redujo su número de 6 a 2 y se consiguieron resultados plausibles. Las medidas usadas son las siguientes (figs. 1 - 5).

0. HA: Tamaño (distancia de la punta del hocico al ano).
1 - AAB = ancho del antebrazo (entre la faz interior y la faz exterior)
2 - AB = largo del antebrazo (codo-muñeca)
3 - AC = ancho de la cabeza
4 - ALC = altura de la cabeza
5 - ATb = ancho de la tibia
6 - ATr = ancho del tarso (cerca de su extremidad distal)
7 - A3D = ancho del tercer dedo de la mano a la altura de la penúltima falange
8 - A4DP = ancho del cuarto dedo del pie a la altura de la penúltima falange
9 - B = largo del brazo (de la axila al codo)
10 - CS = distancia de la comisura labial al mentón
11 - DN = espacio internasal
12 - DO = distancia entre los ángulos oculares anteriores
13 - DO' = espacio interorbital (distancia entre las pálpebras superiores)
14 - DOP = distancia entre los ángulos oculares posteriores
15 - D3D = ancho del disco terminal del tercer dedo de la mano
16 - D4DP = ancho del disco terminal del cuarto dedo del pie
17 - H = largo del hocico (desde el borde anterior del ojo)
18 - LC = largo de la cabeza (del borde posterior de las quijadas a la punta del hocico)
19 - M = largo del muslo (ver fig. 1)
20 - NB = distancia vertical de la nariz a la boca
21 - NH = distancia de la nariz a la punta del hocico
22 - NO = distancia de la nariz al ojo
23 - O = diámetro horizontal del ojo (sin los bordes)
24 - OB = distancia del surco subocular a la boca
25 - OTi = distancia del ojo al tímpano
26 - P = largo del pie (desde el borde proximal del tubérculo metatarsal interno)
27 - PA1-2 = distancia entre el borde interno de la muñeca y el punto de separación entre el 1° y el 2° dedo (ver fig. 2) de la mano
28 - PA3-4 = distancia entre el borde interno de la muñeca y el punto más proximal de la membrana interdigital entre los 3° y 4° dedos
29 - PP1-2 = distancia entre el borde proximal del tubérculo metatarsal interno y el punto más proximal de la membrana interdigital entre los 1° y 2° dedos del pie
30 - PS = ancho de una pálpebra superior
31 - Tb = largo de la tibia
32 - Ti = diámetro horizontal del tímpano
33 - TMC = largo del tubérculo metacarpal (a lo largo del 1° dedo de la mano)
34 - TMI = largo del tubérculo metatarsal interno
35 - Tr = largo del tarso (desde el calcañar hasta el borde proximal del tubérculo metatarsal interno)
36 - 1D = largo del 1° dedo de la mano (desde la muñeca)
37 - 1DP = largo del 1° dedo del pie (desde el borde proximal del tubérculo metatarsal interno)
38 - 1D2 = largo del 1° dedo de la mano, desde su base del lado del 2°

dedo

39 - 2D = largo del 2º dedo de la mano, desde la muñeca

40 - 3D = largo del tercer dedo de la mano, sin el metacarpal

41 - 4DP5 = distancia entre la punta del 4º dedo del pie y la proyección sobre él del punto más proximal de la membrana interdigital entre los 4º y 5º dedos (ver fig. 3)

42 - 4D3 = distancia entre la punta del 4º dedo de la mano y la proyección sobre él del punto más proximal de la membrana interdigital entre los 3º y 4º dedos (ver fig. 2)

ABREVIATURAS

BM = British Museum (Natural History) - Londres

FML = Fundación Miguel Lillo - Tucumán

FMNH = Field Museum of Natural History - Chicago

IRSNB = Institut Royal des Sciences Naturelles - Bruxelles

IZT = Instituto de Zoología Tropical - Caracas

KU = University of Kansas Museum of Natural History - Lawrence

MCNC = Museo de Ciencias Naturales - Caracas

MCZ = Museum of Comparative Zoology (Harvard) - Cambridge

MNHP = Muséum National d'Histoire Naturelle - Paris

SCN = Sociedad de Ciencias Naturales La Salle - Caracas

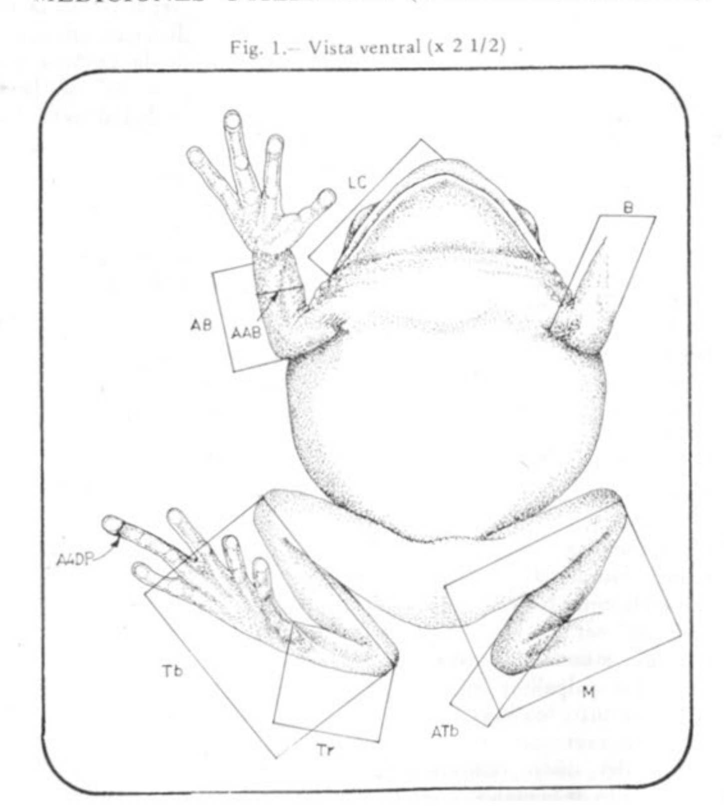
SMF = Natur Museum Senckenberg - Frankfurt a/M

UAM = Univesidad de Los Andes - Mérida

ZSM = Zoologische Staatsammlung des Bayerischen Staates - München

MEDICIONES UTILIZADAS (Gastrotheca riobambae)

Fig. 1.– Vista ventral (x 2 1/2)



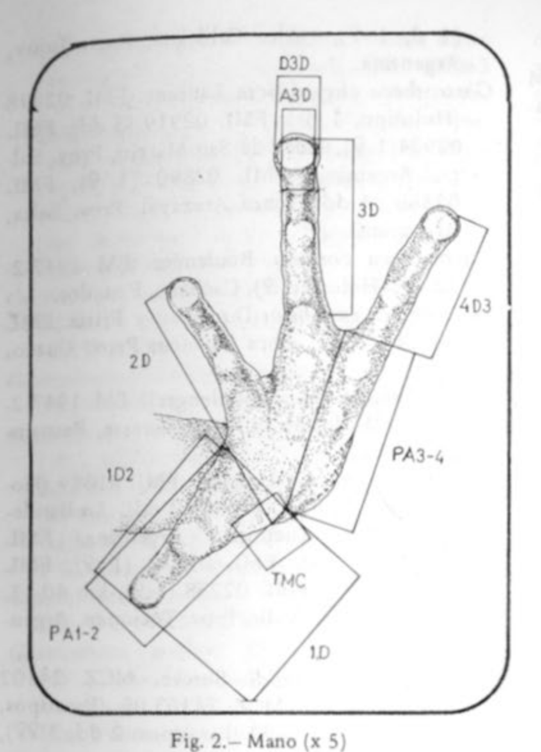


Fig. 2.– Mano (x 5)

Fig. 3.– Pie (x 5)

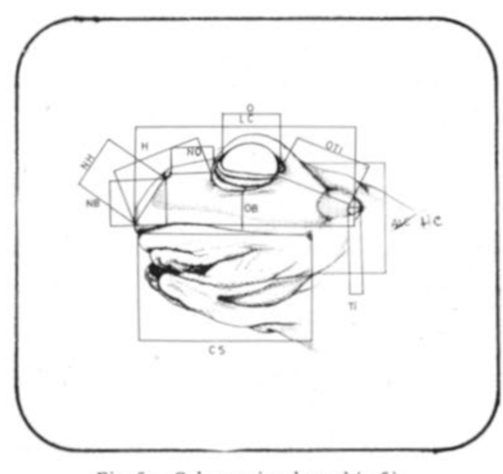


Fig. 5.– Cabeza, vista lateral (x 5)

Fig. 4.– Cabeza, vista dorsal (x 5).

MATERIAL

Amphignathodon guentheri Boulenger. BM 1946 - 9 - 7 - 28 (Holotipo ♀). Intac, Ecuador.

Anotheca spinosa (Steidachner). BM 1930-4-10-1(♂),Córdoba,Colombia. SMF 43268-69 (♂♂), 41239 (♀), Cuantlapan, Vera Cruz, México. BM 1902-5-12-61 (juv.), Carrillo, Costa Rica.

Cryptobatrachus boulengeri Ruthven. BM 1916-4-4-20-21 (2 ♂♂), 1921-1-25-1 (♀), Santa Marta, Colombia. FML 02678 (♂) Area de Mica, ruta a San Lorenzo. Sierra Nevada de Sta. Marta, Magdalena, Colombia.

Cryptobatrachus fuhrmanni (Peracca). MCZ 16266 (♀), Sonson, Colombia. MCZ 24887 (♀) Jerico, Dep. Antioquía, Colombia.

Flectonotus fissilis (Miranda-Ribero). MNHP 1967-507 (♀), Brasil. BM 1949-1-1-61-62 (2 ♀♀), Serra dos Orgaos, Brasil.

Flectonotus fitzgeraldi (Parker). BM 1947-2-22-41 (Holotipo), Monte Tucuche, Trinidad. BM 1940-3-10-96-97, Monte Acipo, Trinidad. BM 1971-1617, 1619-20, 1624-26, Tamana Cave, Trinidad.

Flectonotus pygmaeus (Boettger). BM 1975-1360, IZT 1011, SCN 7454-58, Rancho Grande, Venezuela. SCN 3104, Caguita, Distr. Federal, Venezuela. SCN 3110, La Conchita, Distr. Federal, Venezuela.

Fritziana goeldii (Boulenger). BM 1947-2-12-69 (Holotipo), Theresopolis, Brasil. BM 95-3-64 Theresopolis, Brasil. SMF 30989-90, Santa Teresa, Brasil SMF 60509, Tijuca, Brasil. MNHP 02-378.

Fritziana ohausi (Wandolleck). BM 1964-158, Paranapiataba, Brasil.

Gastrotheca angustifrons Boulenger. BM 1947-2-2-38, Cachabe, Ecuador (Holotipo ♂).

Gastrotheca bifasciata Vellard (= *G. griswoldi* Shreve). FML 1245/8,10,23,36-37,39, Hacienda Maraynioc, Cerca de Tarma, Prov. Junín, Perú (1 ♂, 5 ♀♀).

Gastrotheca boliviana (Steindachner) (= *marsupiata*). ZSM 24/1962 (1 ♂, 4 ♀♀), Yungas de Totora, Bolivia.

Gastrotheca cavia Duellman. BM 98-4-8-156, (1 ♀), Ibarra, Ecuador. BM 60-6-16-124-125 (2 ♀♀) Oeste de Ecuador.

Gastrotheca christiani Laurent. FML 00482 (Holotipo, ♀), FML 01841/1 y 5 (1 ♂, 1 ♀), FML 02117/2 y 5 (2 ♀♀), KU DO 56 (1 ♂, 1 ♀), Alto Calilegua, Prov. Jujuy, Argentina.

Gastrotheca chrysosticta Laurent. FML 02098 (Holotipo, 1 ♂), FML 02919 (3 ♂♂), FML 02934(1 ♀), Palca de San Martín, Prov. Salta, Argentina. FML 02890 (1 ♀), FML 02880 (4 ♂♂), Finca Arazayal, Prov. Salta, Argentina.

Gastrotheca cornuta Boulenger. BM 1947-2-22-49, (Holotipo, ♀), Cachabe, Ecuador.

Gastrotheca excubitor Duellman y Fritts. FML 02014 (1 ♀), Abra Acancu, Prov. Cuzco, Perú.

Gastrotheca fissipes (Boulenger). BM 1947-2-22-40, (Holotipo, 1 ♀), Iguarasse, Pernambuco, Brasil.

Gastrotheca gracilis Laurent. FML 01389 (Holotipo, 1 ♀), FML 01618 (2 ♂♂), La Banderita, Prov. Tucumán, Argentina. FML 01769 (3 ♂♂), FML 01972 (1 ♀), FML 01973 (1 ♀), FML 02238 (1 ♀), km 40-47, ruta a Tafí del Valle, Prov. Tucumán, Argentina.

Gastrotheca griswoldi Shreve. MCZ 24102 (Holotipo, ♂), MCZ 24103,05 (Paratipos, 2 ♀♀), MNHP 8662 (Paratipos, 2 ♂♂, 3 ♀♀), Marayanioc, Perú.

Gastrotheca lojana Parker. BM 1947-2-31-13 (Holotipo, ♀), Loja, Ecuador. BM 1947-2-31-6-7, 14-15 (Paratipos, 4 ♀♀), BM 1930-10-12-6 (Paratipo, 1 ♂), BM 1933-6-24-1820 (Paratipos, 5 ♂♂), Loja, Ecuador.

Gastrotheca longipes (Boulenger). BM 1947-2-31-4 (Holotipo, ♀), Canelos, Ecuador.

Gastrotheca marsupiata (Duméril et Bibron). MNHP 4877 (Holotipo, ♀), Cuzco, Perú. BM 95-11-21-50, Yungas, Bolivia. BM 1902-5-29-147-151 (4 ♂♂, 1 ♀), Chorro, Bolivia. BM 1904-10-26-78-79 (1 ♂, 1♀), Pucará, Perú.

Gastrotheca microdisca (Andersson). IRSNB 9404, Reg. 1026 (Holotipo de *Hyla parkeri* Witte, ♀), Alto de Serra, Brasil.

Gastrotheca monticola Barbour y Noble. BM 1947-2-22-47-48 (Cotipos 2 ♂♂), Bella Vista, Noroeste de Perú. SMF 2678 (♂), Huancabamba, Perú. FML 02680 (♀), 6 mi. N of Cuenca, Prov. Azuay, Ecuador.

Gastrotheca nicefori Gaige. UAM IV 2394 (♀).

Gastrotheca ochoai Duellman y Fritts. FML 02012 (♀). East base of Cordillera Vicanola, Dep. Cuzco, Perú.

Gastrotheca ovifera (Lichtenstein y Weinland).

SMF 41869 (♂), Cordillera costera entre Caracas y Maracay, Venezuela. SMF 56063 (♂), entre Tobar y Junguito, Venezuela. SMF 56647 (♀), Rancho Grande, Venezuela. ZSM 671/1937 (Holotipo de *Hyla vogeli*, ♂), Maracay, Venezuela. ZSM 10/1939 (2 ♂♂), Caracas, Venezuela. MCNC (sin número) (1 ♀) , Naiguatem, Distr. Federal, Venezuela.

Gastrotheca peruana (Boulenger). BM 1947-2-22-42-45 (Cotipos, 4 ♂♂), Caras, Perú. MNHP 57/863 (♂), Cajamarca, Perú.

Gastroheca plumbea (Boulenger). BM 1947-2-31-19 (Holotipo, ♀), Intac, Ecuador.

Gastrotheca riobambae (Fowler). MNHP 1662 (♂), 6227-29 (2 ♂♂, 1 ♀), 6283 (♀), Quito, Ecuador. BM 58-7-25-21 (1 ♀), "Andes del Ecuador". BM 98-4-28-154, 157 (2 ♂♂), Cachabi, Ecuador. BM 1972-1432-33 (1 ♂, 1 ♀), Llanganati Mnt., Ecuador.

Gastrotheca testudinea (Jimenez de la Espada). BM 81-5-13-65 (♀), Pozuzo, Perú.

Gastrotheca walkeri Duellman. SCM 4807 (♀), Las Llanadas (Hacienda El Limon), Venezuela. 6723-24 (2 ♀♀), Naiguatem, Dist. Federal, Venezuela.

Gastrotheca sp. FML 02011 (FMNH 39877-79) (2 ♂♂, 1 ♀), La Mar, Yanamonte, Dp. Ayacucho, Perú.

Nyctimantis rugiceps Boulenger. Cotipos: BM 80-12-5-52 (1 ♂), BM 80-12-5-163-65 (2 ♂♂, 1 ♀), Canelos, Ecuador.

Stefania evansi (Boulenger). BM 1947-2-13-11 (Holotipo, 1 ♀), Essequibo, Guyana. BM 1970-583 (1 ♀), Karisparu, Guyana. BM 1976-2012-13 (1 ♂, 1 ♀), Pipilipay, Guyana. BM 1976 2016, 2491 (1 ♂, 1 ♀). Echerah, Guyana. BM 1976-2017 (1 ♂), Roraima, Guyana.

Stefania marahuaquensis Rivero. MCZ 28566 (1 juv.), Mt. Marahuaca, Cano Caju, Venezuela.

Stefania scalae Rivero. MCZ 64373 (♀), SCN. 1403, 1405 (2 ♂♂), ruta entre El Dorado y Sta. Elena de Vairen, Venezuela.

Stefania woodleyi Rivero. BM 1967-654 (Holotipo, ♀), Kanaima, Guyana.

DISCUSION

No se puede confiar ciegamente en ninguno de los fenogramas obtenidos. Sin embargo, se eligió uno (fig. 6) que parecía más coherente que los otros, aunque también tiene sus defectos: fue construido con el método WPGMA y teniendo en cuenta el tamaño. El primero en base a 50 mediciones no era satisfactorio, porque el desarrollo de las membranas interdigitales implicaba varias medidas redundantes y llegaba por ejemplo a separar anchamente *Stefania woodleyi* de *S. evansi* y *S. scalae*. Otras disociaban grupos homogéneos como las pequeñas especies andinas y subandinas del género *Gastrotheca*.

El mejor no puede aun pretender dar una imagen fiel de la realidad. La primera dicotomía debería separar *Anotheca* y *Nyctimantis*, puesto que se demostró (Duellman y Trueb, 1976; Maxson, 1977) que ni siquiera pertenecen a la subfamilia. A pesar de eso, están profundamente involucrados en el grupo, individualizándose solamente en una dicotomía de sexto rango.

Sin embargo otros resultados parecen tener mucho más peso. Así la primera división separa un grupo de Amphignathodontinae de tamaño reducido que abarca las especies andinas meridionales (i.e. de Perú, Bolivia y Argentina) de *Gastrotheca* y los géneros orientales *Fritziana* y *Flectonotus*. Otras investigaciones (Scanlan, Maxson y Duellman, 1979) desmienten tal acercamiento, pero no parece verosímil que las adaptaciones embrionarias de la subfamilia, que son complejas, hayan aparecido dos veces. Sin embargo, del Pino y Escobar (1981) describieron diferencias embrionarias en la estructura y la formación de las branquias campaniformes que confirman las conclusiones de Scanlan *et al.* Se puede concebir que la primera divergencia del grupo separó el complejo *Flectonotus-Fritziana* que tiene branquias pequeñas de los otros linajes en los cuales estas branquias son mucho más grandes. La similitud morfométrica entre este grupo y las especies meridionales de *Gastrotheca* sería debida a un paralelismo mantenido por la pequeñez del tamaño.

La ubicación de las especies de los géneros *Fritziana* y *Flectonotus* llama también la atención. Están separadas, pero *Flectonotus fissilis*, de mayor tamaño que *F. pygmaeus* y *F. fitzgeraldi*, se encuentra al lado de *Fritziana goeldii* y *F. ohausi*. La relación entre el espacio internasal y el espacio interorbital es netamente distinta (fig. 7) y a este respecto, *Flectonotus fissilis* se aleja más todavía de las otras especies de *Flectonotus*. Notablemente, este resultado confirma también el descubri-

miento de Duellman y Maness (1980) y Del Pino y Escobar (1981): *F. fissilis* difiere de los otros dos *Flectonotus* y se asemeja a *Fritziana goeldii* por sus dos pares de branquias (en lugar de un solo par) embrionarias, y su renacuajo con pico córneo y sin dentículos. Dos salidas se pueden contemplar: 1) la unión de los dos géneros bajo el nombre prioritario de *Flectonotus*; 2) la incorporación de *Flectonotus fissilis* en *Fritziana*, lo que parece la mejor solución, ahora confirmada por el muy reciente trabajo de Duellman y Gray (1983) lo que demuestra bien la eficacia del método morfométrico experimentada aqui.

En el resto del fenograma, los géneros *Cryptobatrachus* y *Stefania* parecen bién confirmados y relacionados.

En cambio, tres grupos de *Gastrotheca* de tamaño grande muestran un grado de diferencia que podría fundamentar una elevación al nivel genérico.

El menos distinto comprende especies de montaña en Colombia, Ecuador y norte de Perú: *riobambae* (Fowler), *cavia* Duellman, *plumbea* (Boulenger), *monticola* Barbour y Noble, *lojana* Parker. Como *G. peruana* (Boulenger) parece hacer el pasaje entre estas especies y las del sur, entre las cuales se encuentra *G. marsupiata*, la especie típica del género, estimo muy dudoso que se pueda crear un género distinto para estas especies del norte, orófilas como las del Sur.

Completamente distinto es el caso de las especies de las selvas orientales: *ovifera* (Lichtenstein y Weiland), *microdisca* (Andersson), *walkeri* Duellman, *nicefori* Gaige y *testudinea* (Jimenez de la Espada). No parece existir transición con las formas de montaña y existe un nombre genérico disponible: *Opisthodelphys*.

Lo más curioso es el caso de *Amphignathodon*. Morfométricamente *G. cornuta* (Boulenger) y *G. angustifrons* (Boulenger), que parece no ser más que el macho de *G. cornuta* (los tipos vienen de la misma localidad y además de ser morfométricamente muy parecidos tienen ambos la misma mancha puntiforme blanca en la base del muslo), son muy similares a *Amphignathodon*, a tal punto que sin los dientes de la quijada inferior del último, no vacilaría en poner *G. cornuta* en este género lo que se haría sin dudas en un sistema cladista. También relacionadas parecen las especies *longipes* (Boulenger) y *fissipes* (Boulenger). Los grupos de especies anteriores corresponden más o menos a los que establecieron del Pino (1980) y del Pino y Escobar (1981) por la estructura de la bolsa dorsal y la embriología, como lo demuestra la tabla siguiente:

TABLA I

	DN	B	DH	NH	NN	T	H
A	M	2	8-10	6-17	2	73-95	AS
O	M	2 (3,5)	6-10	12-32	2	60-85	AS
GN	RM	3456	3-8	20-128	1	55-73	D
GS	RM	3456	3-6	10-138	1	36-42	D

Abreviaturas:

A : *Amphignathodon* y especies relacionadas del género *Gastrotheca* (*cornuta*, *angustifrons, ceratophrys, longipes*)
O : Grupo *ovifera* (*G. ernestoi* tiene una bolsa de tipo 5 y *T. testudinea* de tipo 3)
GN : Especies andinas del Norte
GS : Especies andinas del Sur
DN : Desarrollo al nacimiento - R: renacuajos, M: metamorfoseados.
B : Tipo de bolsa marsupial (cf. del Pino, 1980)
DH : diámetro de los huevos
NH : número de los huevos
NN : oocitos mononucleados (1) o polinucleados (2)
T : tamaño en mm.
H : ecología
AS : arborícola y selvática
D : diversa, a menudo terrestre y de alta montaña, a veces de selva seca, en el sud (Perú, Bolivia, Argentina)

CONCLUSIONES

Los resultados de esta prueba muestran que el método no se puede usar con una seguridad absoluta. Es siempre fundamental considerar otras evidencias. Así *Anotheca* y *Nyctimantis* que recientemente fueron excluidos de la subfamilia deberían separarse en primer lugar en el fenograma, luego *Fritziana* y *Flectonotus* según otras investigaciones recientes. En cambio el acercamiento de *Cryptobatrachus* y *Stefania* y la subdivisión de *Gastrotheca* en cuatro grupos (uno andino meridional, uno andino septentrional, uno selvícola oriental y uno selvícola subandino, filogenéticamente inseparable de *Amphignathodon*), estarían de acuerdo con la geografía y otros estudios recientes (Duellman 1983).

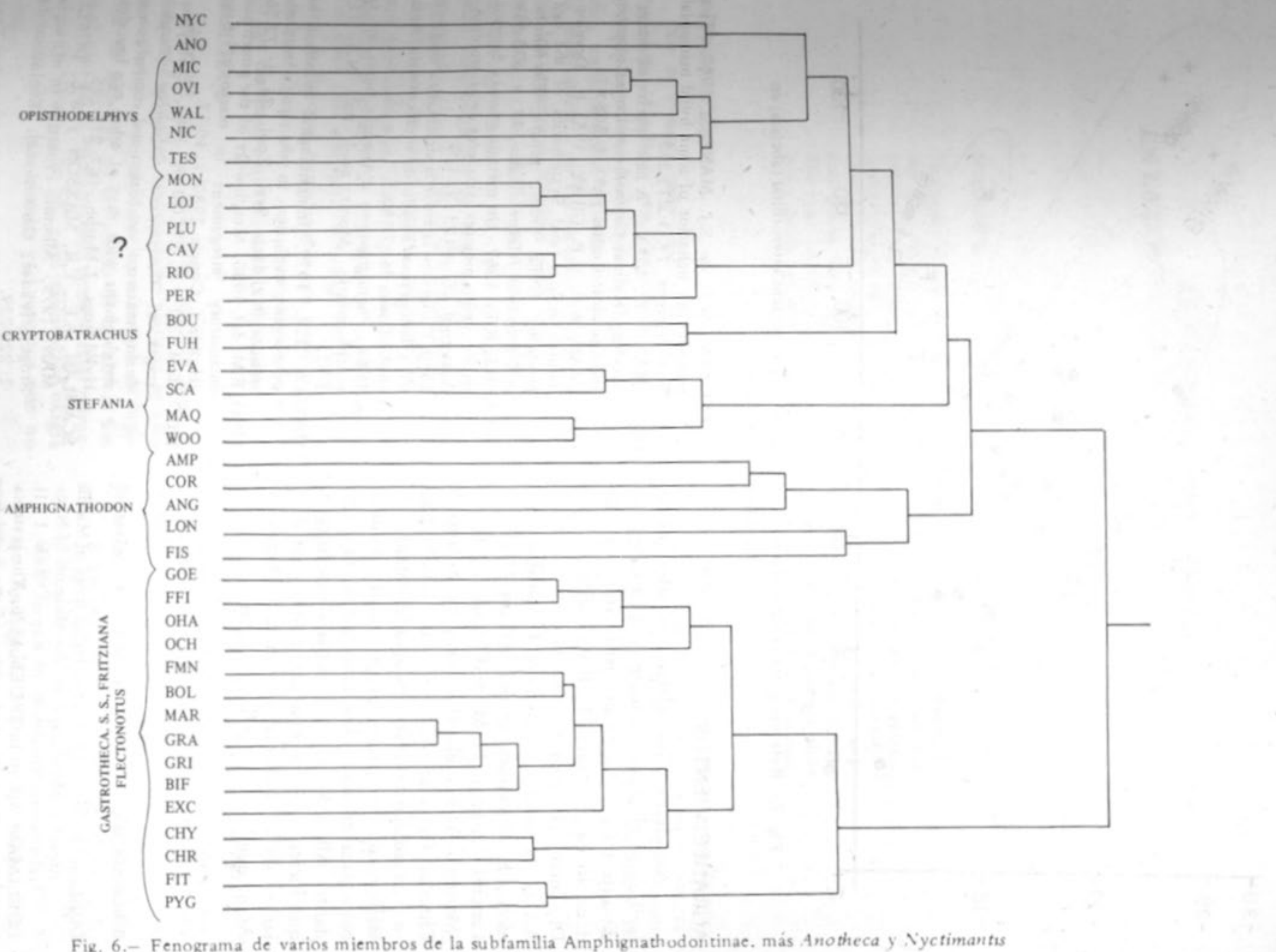


Fig. 6.– Fenograma de varios miembros de la subfamilia Amphignathodontinae, más *Anotheca* y *Nyctimantus* que en un pasado reciente, se clasificaron todavía en este grupo.

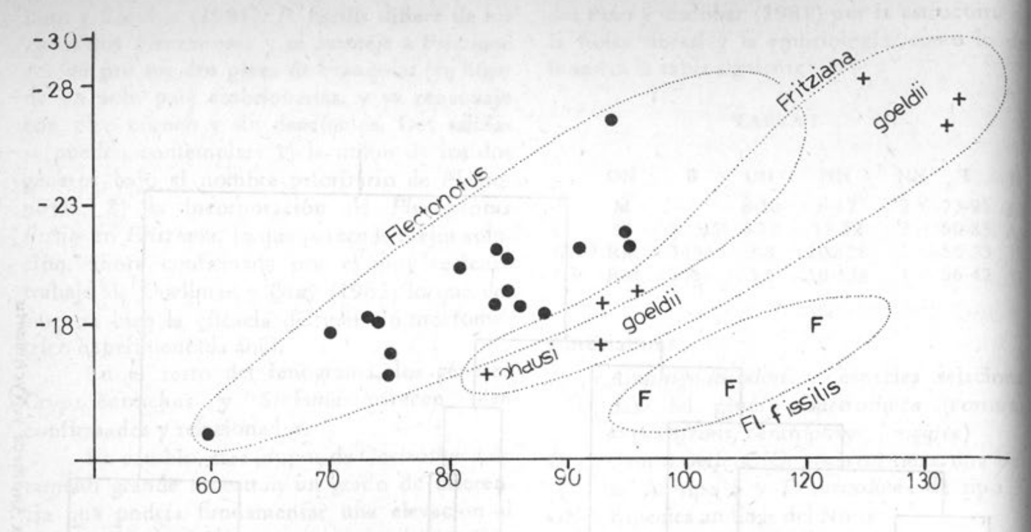


Fig. 7.– Relación entre el espacio internasal (ordenadas) y el espacio interorbital (abcisas) en *Flectonotus* y *Fritziana*.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco a los colegas siguientes que me facilitaron el acceso al material a su cargo, sea durante mi estadía en su Institución, sea mandándolo en préstamo: E. Brygoo (Paris), W.E. Duellman (Lawrence), M. Gosse (Bruselas), A.C.G. Grandison (Londres), U. Gruber (Munich), K. Klemmer (Frankfurt am Main), R. Lancini (Caracas), H. Marx (Chicago), J. Pefaur (Mérida), A. Paolillo (Caracas), H. Solano de Chacin (Caracas), E.E.Williams (Cambridge).

También merecen mi agradecimiento Ch. Halloy, que preparó el programa de computación para construir los fenogramas, mis ayudantes Alicia Marcus y Claudia Pérez Miranda que hicieron las tarjetas perforadas y las dibujantes Otilia Brizuela y Ana Lía Dupuy de Arana que hicieron las ilustraciones.

BIBLIOGRAFIA

DUELLMAN, W.E., 1970.- The Hylid frogs of Middle America. Monograph of the Museum of Natural History, University of Kansas. Vols. I - II.

DUELLMAN, W.E. y L. TRUEB, 1976.- The systematic status and relationships of the hylid frog *Nyctimantis rugiceps* Boulenger.- Occas. Papers Mus. Nat. Hist., University of Kansas, *58*: 1 - 14.

DUELLMAN, W.E. y S.J. MANESS, 1980.- The reproductive behavior of some hylid marsupial frogs.- Herpet., *14*, 3: 213-222.

DUELLMAN W.E., 1983 a.- A new species of marsupial frog (Hylidae *Gastrotheca*) from Colombia and Ecuador.- Copeia 1983, *4*: 868-874.

DUELLMAN, W.E. y P. GRAY, 1983 b.- Developmental biology and Systematics of the egg-brooding Hylid frogs, genera *Flectonotus* and *Fritziana*.- Herpetologica, *39*, 4: 333-359.

LAURENT, R.F., 1967.- Un método para la determinación de los mejores caracteres de proporción.- Acta zool. lilloana *23*: 97-109.

——— 1980. Congruencia entre la sistemática tradicional y fenogramas basados en morfometría. Acta zool. lilloana *36*: 77-80.

——— 1981.- Phenogrammes d'Anoures bases sur la morphométrie.- Monit. zool. ital., N.S. *15*: 1-22.

MAXSON, L.R., 1977.- Inmunological detection of convergent evolution in the frog *Anotheca spinosa* (Hylidae).- Syst. Zool., *26*, 1: 72-76.

PINO, E.M. del, 1980.- Morphology of the pouch and incubatory integument in marsupial frogs (Hylidae).- Copeia, 1980, *1*: 10-17.

PINO, E.M. del y B. ESCOBAR, 1981.- Embryones stages of *Gastrotheca riobambae* (Fowler) during maternal incubation and comparison of development with that of other egg brooding Hylid frogs.- J. Morph., *167*: 277-295.

SCANLAN, B.E., L.R. MAXSON y W.E. DUELLMAN, 1979.- Albumin evolution in marsupial frogs (Hylidae; *Gastrotheca*).- Evolution *34*, 2: 222-229.

SNEATH, P.H.A. y P.R. SOKAL.- Numerical Taxonomy - W.H. Freeman and company. San Francisco, 573 pp.